M. Mer fait à la Société la communication suivante :

DES MODIFICATIONS DE FORME ET DE STRUCTURE QUE SUBISSENT LES PLANTES, SUIVANT QU'ELLES VÉGÈTENT A L'AIR OU SOUS L'EAU, par M. É. MER.

Ces modifications ne peuvent guère être étudiées sur les plantes terrestres, qui souffrent toujours du séjour dans l'eau et qui, pour la plupart, y périssent même rapidement. Il convient de s'adresser à celles que l'on a appelées amphibies ; dénomination assez impropre, car si elles sont susceptibles de vivre dans les deux milieux, ce n'est qu'à l'aide d'organes dont la structure présente des différences plus ou moins profondes. Ce sont ces différences que je vais exposer dans quelques espèces où elles sont bien marquées, me proposant de rechercher ensuite les causes auxquelles elles sont dues. Je désignerai par α les formes aquatiques, par β les formes terrestres.

Ranunculus aquatilis. — TIGE. β. Plus courte et plus épaisse que dans α. Entrenœuds plus rapprochés. Lacunes plus larges et plus nombreuses. Cellules plus larges ; chlorophylle dans un plus grand nombre d'entre elles. Mêmes caractères pour le pétiole, sauf qu'il est plus long que dans α.

LACINIURES. — Les différences entre les deux formes s'accentuent. α. Dichotomies nombreuses (8-10). Laciniures cylindriques, même les dernières, terminées par 2-3 poils. Un seul faisceau. Tissu intérieur sans lacunes, formé de cellules régulières et sans chlorophylle. Cellules épidermiques chlorophylliennes, plus allongées dans les premières laciniures, à contours rectilignes, à parois minces, à section rectangulaire, régulièrement alignées. A l'extrémité des dernières laciniures, elles deviennent polyédriques, à contours moins rectilignes, plus volumineuses, distribuées avec moins de régularité. Leurs parois et la cuticule s'épaississent et parfois on y remarque quelques stomates, ainsi que l'ont déjà signalé MM. Borodin et Askenasy.

β. Dichotomies (2-6). Laciniures courtes, aplaties, surtout les dernières, non terminées par des poils. Ces caractères sont d'autant plus accusés que les dichotomies sont moins nombreuses. Face supérieure à cellules plus ou moins palissadiformes, volumineuses et chloryphylliennes ; face inférieure à tissu lacuneux. Cellules épidermiques sans chlorophylle, sinueuses et stomatifères dès la première dichotomie dans les feuilles peu laciniées. Dans les autres, sinuosités et stomates n'apparaissent qu'à partir de la 2e ou 3e dichotomie et sont plus prononcés dans les suivantes. Quand les dichotomies sont peu nombreuses (1-2), les dernières laciniures renferment parfois trois faisceaux. Les cellules épidermiques sont d'autant moins allongées, mais d'autant plus sinueuses, d'autant plus grandes dans le sens transversal, à parois et à cuticule d'autant plus épaisses, qu'elles appartiennent à des laciniures d'un ordre plus élevé. Les stomates sont en même temps plus nombreux, plus volumineux et plus proéminents. Ils sont toujours plus abondants à la face supérieure. Parmi les formes terrestres, il y a divers degrés. Ce sont les feuilles les plus courtes, les moins laciniées, qui ont le caractère le plus aérien.

Ranunculus Flammula. — α forme aquatique; β forme terrestre développée près du rivage; β′ forme terrestre située à une distance plus grande du rivage.

PÉTIOLE. — α. Section transversale presque elliptique, à grand axe parallèle à la face aplatie. Canalicule peu prononcé. Chlorophylle dans la première assise hypodermique et dans quelques-unes des cellules qui y confinent.

β. Section transversale demi-elliptique, à grand axe perpendiculaire à la face canaliculée. Canalicule creusé assez profondément. Cellules épidermiques plus grandes, à parois et à cuticule plus épaisses. Cellules corticales plus volumineuses et plus sphériques. Cinq faisceaux à éléments plus développés (surtout les vaisseaux qui sont au nombre de 5-6). Chlorophylle comme dans α.

′. Section transversale plus allongée dans le sens perpendiculaire à la face canaliculée. Canalicule encore plus creusé que dans β. Cellules épidermiques et corticales moins longues, moins étroites, à parois et à cuticule plus épaisses, à stomates plus nombreux et plus gros que dans β et surtout dans α. Chlorophylle plus abondante. Lacunes plus larges. Faisceaux plus volumineux contenant 7-8 vaisseaux à calibre plus large et à parois plus épaisses.

LIMBE. — Plus long, plus large et plus épais dans β′ que dans β et surtout dans α, composé de cellules plus volumineuses et plus palissadiformes à la face supérieure. Face inférieure à tissu plus lacuneux. Cellules épidermiques sinueuses dans les trois formes; les stomates y paraissent aussi nombreux, mais leurs dimensions sont plus grandes dans β′.

Littorella lacustris. — Feuilles plus courtes et plus minces dans β. Cellules et surtout lacunes plus petites. Souvent 3-4 rangées de cellules hypodermiques à chlorophylle, tandis qu'on n'en trouve que 1-2 dans α. Chlorophylle plus abondante. Cellules épidermiques moins régulièrement alignées et plus courtes au sommet qu'à la base : caractère appartenant également à α, mais à un moindre degré. Stomates faisant défaut à la base, commençant à apparaître au milieu, devenant plus abondants au sommet. Absence de stomates dans α, sauf quelquefois à l'extrémité des feuilles.

Je vais maintenant signaler les différences que présentent, à leurs divers niveaux, des feuilles dont la base est immergée, tandis que le sommet est hors de l'eau. Je prendrai pour exemple celles de *Carex ampullacea* croissant dans des stations assez profondes pour que la partie immergée ait une longueur double de la partie émergée. On peut ainsi distinguer trois régions :

Base. — Cellules épidermiques longues et larges, sans stomates. 2-3 rangs de cellules hypodermiques ne contenant que de rares grains de chlorophylle. Lacunes et cellules volumineuses. Peu de cellules à parois épaissies dans les cloisons reliant les faces externes et internes.

Milieu. — Cuticule plus épaisse. Cellules épidermiques plus petites. Stomates d'abord rares, puis plus nombreux; 3-4 rangs de cellules hypodermiques plus petites qu'à la base, plus serrées, contenant plus de chlorophylle et à parois plus épaisses. Faisceaux plus volumineux, vaisseaux plus larges. Lacunes plus petites; nombreuses cellules à parois épaissies dans les cloisons reliant les deux faces.

Sommet. — Cellules épidermiques à parois et cuticule encore plus épaisses.

Stomates nombreux. 4-5 rangs de cellules hypodermiques, encore plus petites que précédemment, très chargées de chlorophylle. A la face interne pas de stomates, mais des cellules basilaires de poils commençant à apparaître au niveau où se montrent les stomates sur l'autre face, d'abord rares, puis plus nombreuses.

On peut encore se rendre compte de l'influence du milieu, en comparant la structure normale des feuilles flottantes à celle qu'elles acquièrent quand elles ont à traverser une grande épaisseur d'eau pour arriver à la surface. C'est ainsi que, dans les endroits profonds, les premières feuilles de *Potamogeton natans*, qui apparaissent au printemps, séparées par de longs entrenœuds, sont réduites à un pétiole excessivement long, effilé à l'extrémité. Il semble que le limbe fasse complètement défaut; cependant, sur des sections pratiquées à cette extrémité, on voit que la structure se rapproche un peu de celle des limbes. Il n'y a aucune expansion latérale, mais seulement un léger aplatissement près de la pointe. Il en est ainsi des deux ou trois premières feuilles. Les suivantes sont plus rapprochées ; leur pétiole est plus court, plus épais et déjà surmonté d'un petit limbe. Mais cet organe ne devient normal que dans celles qui viennent nager à la surface. Si l'on maintient sous l'eau une jeune feuille en évolution de cette même plante, les dimensions du limbe restent exiguës, tandis que le pétiole s'allonge, tout en restant mince. Le limbe devient plus grand, si l'expérience se fait en été, parce que l'activité de la végétation est alors plus considérable.

J'ai étudié encore sur plusieurs autres plantes les différences de structure entre les formes aquatiques α et terrestres β, et je crois pouvoir les résumer, ainsi qu'il suit, par nature d'organes :

TIGES, PÉTIOLES, FEUILLES SESSILES. — α. Longueur généralement plus grande. Diamètre tantôt plus grand (*L. lacustris*, *C. ampullacea*), tantôt plus petit (*R. aquatilis* et *Flammula*, *Callitriche*, *Scirpus*). Cellules à chlorophylle plus rares. Grains chlorophylliens moins abondants. Faisceaux moins développés. Vaisseaux moins nombreux, à calibre plus étroit, à parois plus minces. Cellules épidermiques plus allongées, plus régulières et plus régulièrement alignées, à contours plus rectilignes, à parois plus minces. Stomates et poils rares. Pour quelques espèces. (*R. aquatilis*, *Myriophyllum alterniflorum*), les différences dans les formes des feuilles sont encore plus considérables. Non-seulement elles se raccourcissent quand elles se développent à l'air, mais s'aplatissent et tendent à devenir limbiformes.

LIMBES. — Dimensions plus exiguës dans les formes aquatiques, jusqu'au point de disparaître parfois presque complètement (*P. natans*). Cellules plus petites. Stomates plus rares.

Par ce qui précède on voit déjà qu'il y a certains rapports entre les formes aquatiques et les formes étiolées. Les exemples suivants montrent que l'analogie s'étend même à plusieurs détails de structure.

1° Haricots développés à la lumière, A ; à l'obscurité, B. — Les entrenœuds ont à peu près même grosseur dans les deux cas. 9-10 rangs de cellules corticales dans B ; 6-7 seulement et plus petites dans A. Zone ligneuse plus étroite dans B, enveloppée d'un rang de cellules à parois épaisses, plus volumineuses. Entre cette zone et la moelle, 1-2 rangs de cellules semblables, tandis que dans A il y en a 3-4, à calibre plus étroit et à parois plus épaisses. Faisceaux plus écartés dans B, renfermant des vaisseaux moins nombreux et à lumière plus étroite. Cellules ligneuses plus grandes et plus lâchement unies. Moelle à éléments plus volumineux. Cellules épidermiques plus longues, moins larges, plus régulières et plus régulièrement alignées, à parois et à cuticule plus minces. Stomates et poils moins nombreux.

2° Dans des Lentilles étiolées, j'ai trouvé que les cellules épidermiques sont plus longues et plus étroites, les stomates moins nombreux, les cellules corticales plus petites, les faisceaux moins développés que dans des Lentilles élevées à la lumière.

3° Des rameaux de *Myriophyllum alterniflorum* ayant été exposés à une lumière assez vive dans une soucoupe renfermant un peu d'eau, les bourgeons terminaux développèrent des feuilles aériennes différentes des feuilles aquatiques. Les laciniures étaient plus courtes, plus aplaties et plus épaisses ; les cellules épidermiques plus larges, plus irrégulières surtout à l'extrémité, et l'on y remarquait des stomates, ce qu'il est excessivement rare de rencontrer sur les feuilles de cette plante qui naissent sous l'eau. Ces stomates étaient plus nombreux, plus volumineux et plus proéminents au sommet des dernières laciniures. Les cellules à chlorophylle étaient plus grosses. En outre, les entrenœuds étaient plus rapprochés et la tige plus épaisse. La soucoupe ayant ensuite été placée à une lumière faible, les rameaux qui se développèrent présentèrent des formes intermédiaires entre celle qui vient d'être décrite et la forme aquatique. Les entrenœuds et les laciniures redevinrent plus longs et plus grêles, les stomates plus rares, les cellules épidermiques plus régulières, les cellules chlorophylliennes moins volumineuses et moins alignées. Un même rameau offrait ainsi, à divers niveaux, trois aspects différents correspondant à la végétation dans l'eau, puis dans l'air à une lumière assez vive d'abord, plus faible ensuite.

4° Des pieds terrestres et aquatiques de *R. aquatilis* ayant été disposés à une lumière diffuse faible, de manière que les jeunes bourgeons pussent se développer à l'air, les nouvelles feuilles affectèrent des formes intermédiaires entre les formes aquatiques et les formes terrestres. On peut les ramener à deux principales, α et β, dont voici les caractères, comparativement aux formes aquatiques :

α. Pétiole plus long, laciniures moins nombreuses (5-7 dichotomes), cylindriques, dressées presque verticalement et écartées les unes des autres. Tissu homogène. Poils à l'extrémité. Cellules épidermiques à chlorophylle, à contours rectilignes, régulièrement alignées. Au bout des dernières laciniures, elles sont plus courtes, plus larges, à parois plus épaisses, présentant des indices de sinuosité et perdent leur chlorophylle.

β. Laciniures encore moins nombreuses et étalées plus ou moins horizontalement, déjà un peu planes et présentant deux faces. Le tissu hypodermique n'est donc plus homogène. Cellules chlorophylliennes plus volumineuses que précédemment. Cellules épidermiques plus grandes, à parois et à cuticule plus épaisses, dépourvues de chlorophylle sur une plus grande longueur à partir de l'extrémité des dernières laciniures.

Or ces formes s'obtiennent aussi quand les rameaux de *R. aquatilis* se déve-

loppent à une vive lumière, mais sous cloche humide. Des Lentilles élevées dans ces conditions acquièrent une structure offrant beaucoup d'analogie avec celle qu'elles acquièrent à l'obscurité : entrenœuds plus longs et plus minces qu'à l'air libre, feuilles plus exiguës, faisceaux moins développés, stomates moins nombreux.

On voit donc que la végétation sous l'eau ou sous cloche, même en présence de la lumière, a pour résultat de produire des formes se rapprochant plus ou moins des formes étiolées. Il s'agit d'en rechercher le motif.

Il y a quelques années, ayant constaté par des mesures précises que les entrenœuds et les pétioles croissent non-seulement plus rapidement, mais plus longtemps à l'obscurité, j'attribuai ce fait à ce qu'ils emploient à leur développement une partie des matières nutritives destinées aux limbes, ceux-ci n'exerçant d'ailleurs, en l'absence de la lumière, qu'une faible attraction sur ces matières (1). Les observations précédentes permettent de préciser cette explication. On a vu qu'à l'obscurité, sous l'eau ou même sous cloche humide à la lumière, les cellules dépourvues de chlorophylle se développent et se multiplient activement, tandis que les cellules chlorophylliennes sont généralement ralenties dans leur croissance, et semblent avoir besoin, pour acquérir leurs dimensions, d'être soumises à une transpiration assez active. Quand donc cette condition n'est pas remplie, les limbes attirent peu les matières nutritives, qui sont d'autant plus facilement utilisées par les entrenœuds et les pétioles, que ceux-ci, étant alors très turgescents, peuvent croître plus longtemps. L'expérience suivante met bien ce résultat en évidence. Si l'on maintient sous l'eau une jeune feuille nageante de *R. aquatilis*, le développement du limbe est très ralenti, tandis que le pétiole s'allonge démesurément, que la feuille soit droite ou renversée. Dès que le limbe parvient à la surface, il grandit et le pétiole cesse de croître. Supprime-t-on le limbe, le pétiole ne s'allonge plus que faiblement et s'arrête quand il a épuisé l'amidon qu'il renfermait. Le limbe est donc nécessaire pour attirer cette substance dans le pétiole ; mais il ne l'utilise complètement lui-même que lorsqu'il est le siège d'une transpiration suffisante.

L'épiderme, étant le tissu le plus immédiatement exposé à la transpiration, est aussi celui sur lequel les variations de cette fonction exercent le plus d'influence. Quand elle est faible, les cellules épidermiques, ayant une turgescence constante, ont une croissance uniforme. Aussi sont-elles régulières dans leurs formes, leurs dimensions et leurs relations réciproques. Mais quand la transpiration augmente, elle est alors sujette à de grandes variations qui retentissent sur la turgescence des cellules épidermiques. La croissance de celle-ci est alors moins régulière, et il en résulte

(1) Voy. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. XXII, p. 190 et suiv.

des irrégularités de forme dans des éléments même voisins. Certains points de leurs parois étant frappés momentanément d'arrêt de développement, pendant que les points voisins continuent à grandir, des contours sinueux tendent à apparaître. Par suite de ces variations dans la croissance, il se produit en certaines places des accumulations de matières nutritives qui provoquent la multiplication des cellules épidermiques: de là des stomates et des poils.

M. Flahault demande à M. Mer si, pour comparer l'action de l'eau à celle de l'obscurité, il a porté ses observations sur une même espèce ou au moins sur des plantes appartenant à un même groupe; il lui semble qu'on ne peut établir une comparaison entre le *Ranunculus aquatilis* développé dans l'eau et le Haricot développé à l'obscurité, ces deux plantes ayant une structure très différente, même avant l'apparition des formations secondaires.

M. Mer répond qu'on ne saurait comparer les formes étiolées aux formes aquatiques d'un Haricot, parce que cette plante ne peut vivre dans l'eau. Mais, d'après l'aspect que revêtent le *Ranunculus aquatilis* et le *Myriophyllum alterniflorum*, lorsqu'ils se développent à une lumière faible, il croît être autorisé à rapprocher les formes étiolées des formes aquatiques, les caractères de l'étiolement se manifestant non-seulement à l'obscurité complète, mais encore à une lumière peu intense.

SÉANCE DU 27 FÉVRIER 1880.

PRÉSIDENCE DE M. COSSON.

M. Flahault, vice-secrétaire, donne lecture du procès-verbal de la dernière séance, dont la rédaction est adoptée.

M. le Président annonce la perte que la Société vient de faire dans la personne de M. Laire, l'un de ses membres, décédé à Saint-André, près Nice, le 18 février.

Dons faits à la Société :

Fliche et Grandeau, *Recherches chimiques sur les Papilionacées ligneuses.*